

УДК 576.895.123

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭПИТЕЛИЯ И РЕСНИЧНЫХ РЕЦЕПТОРОВ
ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ ТУРБЕЛЛЯРИИ URASTOMA CYPRINAE
(TURBELLARIA, «PROLECITHOPHORA») И ПОЛОЖЕНИЕ ВИДА
В СИСТЕМЕ PLATYHELMINTHES**

© Е. Е. Корнакова

Описана ультраструктура эпителия и ресничных рецепторов турбеллярии *Urastoma cyprinae* — паразита мидий *Mytilus edulis*. *U. cyprinae* среди всех изученных к настоящему времени паразитических турбеллярий наиболее близка к предкам Neodermata. Показано, что тонкое строение эпителия этого вида очень близко к таковому у самцов и личинок раздельнополых паразитических турбеллярий рода *Kronborgia* (Fecampiida). Ультраструктура эпителия юных неполовозрелых уростом полностью сходна со строением эпителия личинок рода *Kronborgia*. Выявлены одноресничные рецепторы 5 типов. Сенсорные терминалы сходной ультраструктуры широко распространены среди турбеллярий. Показано отсутствие «колларов» в сенсиллах *U. cyprinae*. На основании анализа морфологии и современных молекулярных данных предложено выделить *U. cyprinae* и близких ей по морфологии паразитических турбеллярий родов *Genostoma* и *Ichthyophaga* в отряд Urastomida ord. nov.

Urastoma cyprinae является широко распространенным паразитом жабр двустворчатых моллюсков. Важность изучения этого вида обусловлена тем, что он не только входит в круг видов паразитических турбеллярий с реверсивным характером спермиогенеза, который свидетельствует об их близости к предкам Neodermata (Joffe, Kornakova, 1998; Kornakova, Joffe, 1999), но имеет спермиогенез, полностью идентичный типичному спермиогенезу Neodermata, т. е. протекающий с формированием медианного отростка (Watson, 1997). Таким образом, среди турбеллярий, включенных нами ранее в группу Revertospermata (Kornakova, Joffe, 1999), рассматриваемый вид наиболее близок по характеру спермиогенеза к Neodermata. Поэтому изучение ультраструктуры *U. cyprinae* важно как для понимания процесса становления Neodermata, так и для уточнения синапоморфных признаков этой группы. Так, ранее, до изучения спермиогенеза представителей отряда Fecampiida спермиогенез, протекающий с формированием медианного отростка и сменой полярности сперматид, рассматривался как синапоморфный признак Neodermata (Ehlers, 1985); теперь же этот признак следует признать плезиоморфией.

Структура ресничных рецепторов *U. cyprinae* до настоящего времени не описана. Эпителий данного вида был изучен ранее (Noury-Sraïri e. a., 1990, Tyler, Tyler, 1997), однако наш материал позволяет дополнить эти описания важными деталями, в частности сведениями об изменении строения эпителия в зависимости от возраста червей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

U. cyprinae были найдены на жабрах мидий *Mytilus edulis* L., собранных вблизи о. Матренин в окрестностях Беломорской биостанции СПбГУ. Крупные, почти половозрелые черви были пойманы в конце августа, молодые, недавно вылупившиеся —

в начале июня. Черви были зафиксированы в 4 %-ном глутаральдегиде на какодилатном буфере, постфиксированы 1 %-ным OsO_4 на том же буфере и после обезвоживания залиты в эпон-аралдит. Ультратонкие срезы изготовлены на ультратоме LKB-III и окрашены уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу. Просмотр срезов проведен под микроскопом JEM-1200 EX при 100 и 60 kV.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Строение эпителия. Эпителий крупных экземпляров *Urastoma cyprinae* клеточный, непогруженный, ресничный (рис. 1, а; см. вкл.). Клетки имеют уплощенную форму; крупные, клеточные контакты встречаются редко. Базальные тела ресничек слегка приподняты над поверхностью эпителия. Микроворсинки довольно многочисленны. Крупные уплощенные ядра занимают область от базальной зоны эпителия почти до апикальной цитоплазмы. Апикальная поверхность эпителия сравнительно ровная, тогда как базальная мембрана образует хорошо заметные крупные изгибы, направленные внутрь эпителия (рис. 1, а). Помимо этих крупных изгибов базальной мембраны в эпителии наблюдаются многочисленные, хорошо развитые, достигающие почти до апикальной мембраны инвагинации базальной мембраны (рис. 2, а, б, г; см. вкл.).

Отличительной чертой эпителия урастомы является его высокая секреторная активность: почти на три четверти объем цитоплазмы большинства клеток занимают крупные секреторные включения. Последние отчетливо различимы по характеру секрета: один из них электронно-плотный, гомогенный, тогда как другой фибриллярный, с рыхло расположенными толстыми фибриллами (рис. 1, б). Гранулы секрета округло-удлиненные, покрыты мембраной, под мембраной гранул с фибриллярным секретом отчетливо виден тонкий слой материала более высокой плотности. Помимо крупных секреторных гранул в эпителии встречаются немногочисленные более мелкие пузырьковидные включения, прозрачные или со слабо выраженным фибриллярным содержимым (рис. 2, а, б). Цитоплазма эпителия средней электронной плотности и при максимальном развитии секрета имеет вид тонких прослоек между крупными гранулами. Митохондрий не очень много, но они очень крупные, с многочисленными кристами, их матрикс несколько плотнее цитоплазмы (рис. 2, б—г). Митохондрии лежат главным образом в базальной зоне цитоплазмы, вблизи инвагинаций базальной мембраны. Базальная зона эпителия свободна от секреторных включений и содержит хорошо развитый секреторный аппарат: многочисленные цистерны аппарата Гольджи, гладкий и гранулярный эндоплазматический ретикулум (рис. 2, в, г). От аппарата Гольджи отделяются пузырьки, концентрирующиеся в области инвагинаций базальной мембраны клеток. Содержимое этих пузырьков различно по электронной плотности, однако более крупные пузырьки имеют большую плотность, и можно полагать, что в них происходит концентрация и формирование секрета эпителия. Изредка в базальной части эпителия встречаются липидные капли (рис. 2, г).

Гранулы секрета обоих типов выводятся наружу путем экзоцитоза (рис. 2, в; 3, в, г; см. вкл.). При выходе гранул с фибриллярным содержимым после исчезновения поверхностной мембраны от поверхности выходящей из эпителия гранулы тянутся характерные фибриллярные тяжи (рис. 3, в). Обычно наблюдается одновременное выведение большого количества гранул секрета, причем в этот процесс могут вовлекаться как гранулы одного типа, так и обоих типов одновременно. При этом образования выраженного слоя гликокаликса на поверхности эпителия мы не наблюдали. Пузырьковидные включения также выводятся наружу путем экзоцитоза (рис. 2, б, в).

Клетки эпителия не одинаковы по количеству и соотношению в них двух видов секрета: наряду с клетками, содержащими примерно одинаковое количество секрета обоих типов, встречаются клетки, в которых преобладает один из типов включений, тогда как другой — представлен незначительно. Какой-либо закономерности в расположении таких клеток нами не отмечено.

Эпителий недавно вылупившихся *U. cyprinae* заметно отличается по структуре секрета от эпителия крупных червей (рис. 3, а, б). В нем также имеются секреторные гранулы двух типов, но электронно-плотные гранулы имеют в целом меньшие размеры и менее обильны, а фибриллярный секрет имеет несколько иную структуру — фибриллы тонкие и более плотно упакованы в грануле, образуя в целом структуры меньшей электронной плотности, чем фибриллярные гранулы в эпителии более крупных экземпляров. Электронно-плотные и фибриллярные гранулы имеют вытянутую форму и расположены вертикально в толще эпителия. Пузырьковидные включения в эпителии таких уростом не отмечены. Цитоплазма базальной зоны эпителия очень прозрачная, в ней также расположены секреторный аппарат и отдельные митохондрии. Участки прозрачной цитоплазмы располагаются и между секреторными гранулами.

Десмосомы между эпителиальными клетками червей разных возрастов совершенно сходны (рис. 3, д). Они состоят из короткого септированного участка, апикально переходящего в заметную, часто довольно длинную и широкую щель между мембранами прилегающих клеток, и длинной зоны прилегания, достигающей до базальной мембраны.

Строение эпителия в области оро-генитального отверстия сходно с ультраструктурой эпителия остальной поверхности тела.

Базальная пластинка эпителия *U. cyprinae* хорошо развита, трехслойная (рис. 1, 2). Базальная мембрана эпителия подстлана тонким слоем межклеточного матрикса средней электронной плотности, под ним расположена плотная тонкофибриллярная часть базальной пластинки, более проксимально расположен толстый слой рыхло расположенных фибрилл межклеточного матрикса. Можно отметить, что в целом межклеточный матрикс у этого вида развит довольно слабо.

Строение ресничных сенсилл. В эпителии *U. cyprinae* обнаружены сенсиллы 5 типов. Ядерные части всех сенсилл лежат вне эпителия, их связь с интраэпителиальной частью сенсилл проследить не удалось.

Сенсиллы первого (наиболее распространенного) типа встречаются по всему телу червя (рис. 4, а—в; см. вкл.). Апикальная часть таких сенсилл несколько выступает выше уровня эпителия. Сенсиллы имеют длинную ресничку, кинетосома которой приподнята выше уровня апикальной мембраны сенсиллы. От базального тела внутри нервного отростка тянется длинный тонкий корешок со слабовыраженной поперечной исчерченностью. Ресничка окружена немногочисленными микроворсинками с широкой базальной частью, имеющими более низкую плотность цитоплазмы по сравнению с эпителиальными микроворсинками. В цитоплазме нервного отростка встречаются удлинённые митохондрии. Немногочисленные микротрубочки в нейроплазме сконцентрированы вокруг основания корешка и расположены в основном радиально. В апикальной части нервных отростков встречаются немногочисленные электронно-светлые мембранные пузырьки. Десмосомы между мембранами эпителиальных клеток и нервных отростков сходны с десмосомами между эпителиальными клетками. Такие же десмосомы характерны для всех типов обнаруженных сенсилл, поэтому ниже мы их отдельно не описываем. Выше уровня септированного участка к апикальным участкам мембран дендритов этих сенсилл прилегает небольшое скопление электронно-плотного материала.

Сенсиллы второго типа немногочисленны и были обнаружены только в задней части тела, вблизи оро-генитального отверстия (рис. 3, е; 4, г, д). Вся апикальная часть сенсиллы образует округлое расширение, заметно выступающее над уровнем поверхности эпителия. Ресничный корешок очень тонкий. Микроворсинки немногочисленны, с широким основанием. Отличительной чертой этих сенсилл является большое количество мембранных электронно-светлых пузырьков в цитоплазме сенсорной терминали. Нейротрубочки в их цитоплазме не обнаружены. Электронно-плотные структуры, прилежащие к апикальной области мембраны нервного отростка, отсутствуют.

Сенсиллы третьего типа также немногочисленны, обнаружены в средней части тела червей (рис. 5; см. вкл.). Их апикальная часть не выдается над поверхностью эпителия, однако кинетосома реснички несколько приподнята над апикальной по-

верхностью. Корешок реснички слегка утолщен в верхней части, имеет выраженную поперечную исчерченность, тонкие фибриллы отходят от корешка радиально в цитоплазму нервного отростка. Апикальные микроворсинки не обнаружены. Немногочисленные электронно-светлые пузырьки встречаются в апикальной области сенсиллы. Нервный отросток прослеживается внутри эпителия на значительном протяжении, залегая в средней части цитоплазмы эпителия. Его цитоплазма прозрачная, с незначительным количеством фибриллярного материала и немногочисленными удлинёнными митохондриями.

Сенсиллы четвертого типа немного выступают за уровень апикальной поверхности эпителия (рис. 6; см. вкл.). Базальная часть ресничек также несколько приподнята над апикальной поверхностью сенсиллы. Корешки таких сенсилл «разлохмачены», короткие, с отчетливой поперечной исчерченностью (рис. 6, а). Микроворсинки немногочисленны или, по-видимому, могут отсутствовать. На серии срезов через такую сенсиллу была обнаружена только одна микроворсинка с широким основанием и электронно-светлой цитоплазмой (рис. 6, в). В апикальной области сенсиллы лежат небольшие скопления плотного материала, прилегающие к мембране выше уровня септированной части десмосомы. Сенсиллы продолжают в широкий отросток нервной клетки, содержащий многочисленные мембранные пузырьки. Митохондрии удлинённые, располагаются в базальной части интраэпителиального участка нервного отростка. Нейротрубочки немногочисленны.

Сенсилла пятого типа была встречена один раз и изучена неполно (рис. 3, ж). Ее апикальная поверхность также заметно выдается выше уровня эпителия. Базальная часть реснички приподнята над уровнем апикальной мембраны сенсиллы. Апикальная часть сенсиллы несет видоизмененную гипертрофированную микроворсинку, имеющую каплевидную форму с узким основанием. В верхней части этой микроворсинки имеется «шапочка», образованная расширенной цистерной с гладкой мембраной, окружающая уплотненную округлую часть цитоплазмы, заполняющую микроворсинку. В цитоплазме апикальной части сенсиллы заметны мелкие мембранные пузырьки с содержимым средней электронной плотности, заходящие также и в видоизмененную микроворсинку. Уплотненный слой материала под апикальной мембраной сенсиллы выражен слабо.

ОБСУЖДЕНИЕ

Эпителий. Ранее ультраструктура эпителия половозрелых *U. cyprinae* была достаточно подробно изучена на материале из Средиземного моря (Noury-Sraïri e. a., 1990). Наши данные по ультраструктуре эпителия *U. cyprinae* несколько отличаются от данных, приведенных в этой работе. Это может объясняться как различиями в методике фиксации, так и тем, что средиземноморские уростомы паразитируют в другом виде хозяина того же рода — *Mytilus galloprovincialis*. В эпителии уростом из Средиземного моря заметно меньше электронно-плотных гранул, а содержимое гранул с фибриллярным секретом заметно меньшей плотности, их фибриллы сильно разрежены, и гранулы выглядят, как почти пустые электронно-светлые структуры. Электронно-светлые пузырьки в эпителии не описаны, и мы не смогли выявить их на электронограммах, иллюстрирующих эту работу. Остальные детали строения сходны: у средиземноморской формы также отмечено значительное развитие инвагинаций базальной мембраны, секреторный аппарат эпителиальных клеток в обоих случаях сосредоточен в базальной части клеток, однако у уростом из Белого моря эндоплазматический ретикулум развит заметно сильнее. Авторы описывают базальную пластинку эпителия у изученных ими червей как двухслойную, однако на некоторых электронограммах, представленных в статье, отчетливо различимо ее трехслойное строение.

Краткое описание эпителия *U. cyprinae*, найденных в мидиях *Mytilus edulis* у американского побережья Северной Атлантики, дано в работе Тайлеров (Tyler, Tyler, 1997). Ультраструктура эпителиального секрета, описанного в их работе, значительно ближе к таковому, выявленному у беломорских уростом. Однако мы не обнаружили

у исследованных нами червей различий в строении микроворсинок вентральной и дорсальной сторон тела, отмеченных этими авторами. Так же, как и в нашей работе, авторы делают вывод о клеточном строении эпителия урастомы. Ранее большая протяженность клеток эпителия с редко встречающимися ядрами и десмосомами дала основание предположить, что эпителий *U. cyprinae* синцитиальный (Rieger e. a., 1991).

Ранее нами было высказано предположение о филогенетической близости *U. cyprinae* к паразитическим турбелляриям отряда Fecampiida и паразитическим турбелляриям родов *Genostoma* и *Ichthyophaga subcutanea* (Kornakova, Joffe, 1999). Более позднее молекулярное исследование этих видов подтвердило наше предположение (Littlewood e. a., 1999a, 1999b). К сожалению, ультраструктура *Genostoma* и *Ichthyophaga* изучена недостаточно. Ультраструктура эпителия фекампиид рода *Kronborgia* изучена довольно подробно (Bresciani, Køie, 1970; Køie, Bresciani, 1973; Williams, 1988, 1990, 1991, 1993).

Сравнительно-морфологический анализ ультраструктуры эпителия *U. cyprinae* и самок *Kronborgia* выявляет значительное сходство в ультраструктуре эпителиев этих паразитических турбеллярий. В эпителии кронборгий также присутствуют крупные удлиненные секреторные гранулы двух типов — электронно-плотные и с фибриллярным содержимым. Секреторный аппарат сходным образом расположен в базальной части эпителия. Базальная пластинка также трехслойная. Еще отчетливее это сходство проявляется при сравнении эпителия самцов и заключенных в яйцо личинок *Kronborgia* и юных, недавно вылупившихся урастом: их эпителий содержит плотно упакованные, сильно удлиненные секреторные гранулы с тонкофибриллярным содержимым, практически идентичные гранулам эпителия самцов и личинок *Kronborgia*. Это сходство кажется особенно поразительным, если учесть, что эпителий кронборгий, по-видимому, играет активную роль в усвоении питательных веществ. Эти паразитические турбеллярии являются обитателями полости тела ракообразных. Они лишены кишечника, как и другие фекампииды, и их эпителию всегда приписывалась важная роль в транспорте питательных веществ из жидкости гемоцеля в организм червя. Никаких признаков внутриклеточного пищеварения в их эпителии не обнаружено. Урастомы являются паразитическими турбелляриями с совершенно другими биологическими особенностями: они не эндо-, а эктопаразиты, имеют нормально развитую пищеварительную систему, их хозяева относятся к другому типу беспозвоночных. Известно, что черви могут покидать мантийную полость хозяина и активно плавать в воде (Westblad, 1955). Можно предполагать, что их эпителий выполняет главным образом защитную функцию. Очевидно, на сходной, практически идентичной морфологической основе эпителии *Kronborgia* и *Urastoma* выполняют совершенно разные функции. Сходство ультраструктуры эпителиев этих турбеллярий, по-видимому, отражает их филогенетическое родство.

Крупные секреторные включения в эпителии этих видов соответствуют типу «крупных рабдоидов», которые характерны для эпителиев турбеллярий Tricladida (Seriata) (Smith e. a., 1982; Tyler, 1984). Важно отметить, что на филогенетической схеме, полученной с помощью молекулярного анализа, *Fecampiida* и *Urastoma*, так же как и *Ichthyophaga*, группируются именно с трикладами (Littlewood e. a., 1999a, 1999b). Можно констатировать, что, несмотря на существенную разницу в функциях, морфология эпителиев у *Kronborgia* и *Urastoma* не претерпела значительных изменений и сохранила, вероятно, черты сходства со структурой эпителия общих свободноживущих предков. Анализ филогенетических взаимоотношений этих паразитических турбеллярий и Seriata требует рассмотрения в отдельной статье.

Сходство в ультраструктуре эпителиев *Urastoma* и *Kronborgia*, на наш взгляд, позволяет выявить предпосылки к успешному переходу к эндопаразитизму у предков этой филогенетической ветви турбеллярий. Нельзя не обратить внимания на сильное развитие в эпителии *Urastoma* органоидов трансмембранного транспорта: многочисленных, глубоких инвагинаций базальной мембраны и приуроченных к ним в своем расположении крупных митохондрий. Эти же структуры хорошо развиты в эпителии

Kronborgia (Bresciani, Køie, 1970; Køie, Bresciani, 1973; Williams, 1988, 1990, 1991, 1993). Известно, что многие морские беспозвоночные получают необходимые для жизнедеятельности вещества не только с пищей, но и непосредственно из морской воды через покровы тела (Southward, Southward, 1972, 1982; Комендантов, Хлебович, 1989). Вероятно, такая способность к усвоению растворенных органических веществ через покровы у предков рассматриваемой филогенетической ветви не только проявилась в строении эпителия *Urastoma cyprinae*, но и позволила перейти к эндопаразитизму. Фекампииды рода *Kronborgia*, являющиеся паразитами гемоцеля ракообразных, очевидно, получают таким образом вполне достаточное количество питательных веществ и поэтому сохраняют структуру эпителия, близкую к предковой. *Notentera ivanovi* также относится к фекампиидам и лишена кишечника, однако этот вид паразитирует в кишечнике полихеты *Nephtys ciliata*. Вероятно, получение пищи через покровы в этих условиях сопряжено с большими сложностями. Поэтому эпителий этого вида претерпел более существенные изменения и заметно отличается от покровов *Urastoma* и *Kronborgia* (Корнакова, Марченков, 2000). Структуры, обеспечивающие трансмембранный транспорт, в эпителии *Notentera ivanovi* достигают гипертрофированного развития: базальные инвагинации расширяются и в дорсальном эпителии приобретают вид огромных отдельных цитоплазматических отростков, «стоящих» на базальной пластинке эпителия, митохондрии очень крупные, их количество значительно превышает развитие всех остальных компонентов клетки.

Сенсиллы. Одноресничные сенсиллы *U. cyprinae* морфологически различаются, однако в целом не выходят за рамки разнообразия, присущего одноресничным рецепторам турбеллярий. Так, сенсиллы первого (наиболее многочисленного) типа сходны с сенсиллами, обнаруженными у Proseriata (Bedini e. a., 1975; Tyler, 1976; Ehlers B., 1977; Ehlers, Ehlers, 1977), Macrostomida (Klauser, Tyler, 1987), Tricladida (Storch, Abraham, 1972; Tyler, 1976), Rhabdocoela (Ehlers, Sopott-Ehlers, 1993) и паразитических турбеллярий Temnocephalida (Rohde, 1987; Joffe e. a., 1995). Различие между сенсиллами этого типа у урастомы и сенсиллами свободноживущих турбеллярий состоит в том, что сенсиллы последних обычно не выступают за уровень апикальной поверхности эпителия. Напротив, им свойственна тенденция к погружению ниже этого уровня, хотя обычные одноресничные рецепторы турбеллярий никогда не достигают того уровня погружения, который свойствен воротничковым рецепторам (стереорецепторам). Сенсиллы *U. cyprinae* (кроме сенсилл III типа) заметно выдаются выше уровня эпителия. Такое положение сенсилл в эпителии характерно для паразитических Temnocephalida.

Сенсиллы II типа отличаются высокой секреторной активностью. В этом отношении они сходны с воротничковыми рецепторами турбеллярий (Ehlers U., 1977; Корнакова, Joffe, 1996). Однако их форма не имеет с таковыми ничего общего и близка к форме обычных одноресничных сенсилл. Необходимо отметить, что существует терминологическая путаница в описании сенсилл турбеллярий и Neodermata — в англоязычной литературе «collar»-рецепторами у них называют совершенно разные структуры. У турбеллярий это рецепторы, ресничка которых сильно погружена ниже уровня эпителия на дно бокала, образованного апикальной частью рецептора, и окружена длинными микроворсинками с микрофиламентами, образующими воротничок вокруг реснички. Число таких микроворсинок (называемых также стереоцилиями) обычно 8, но может варьировать у некоторых видов и достигать 11. «Collar»-рецепторы Neodermata имеют характерные электронно-плотные кольца, окружающие корешок и всегда лежащие в нервном окончании ниже уровня апикальной части десмосомы. Считаем целесообразным применять по отношению к соответствующим рецепторам турбеллярий термины «воротничковый» или «стереорецептор», также бытующие в литературе. Неворотничковый одноресничный рецептор со значительным количеством мембранных пузырьков в дендрите и апикальной области сенсиллы был обнаружен у свободноживущей *Notocaryoplanella glandulosa* (Proseriata) (Ehlers, Ehlers, 1977).

Сенсиллы III типа в целом сходны с сенсиллами I типа *U. cyprinae*, различия состоят только в отсутствии микроворсинок и форме ресничного корешка. Рецепторы

сходной структуры, лишенные апикальных микроворсинок, обнаружены у свободноживущих *Rhabdocoela* (Rohde e. a., 1988). Однако ранее у платод столь длинные участки дендритов, залегающие в эпителии, отмечены не были.

Сенсиллы IV типа, в целом имеющие достаточно типичную для сенсилл турбеллярий структуру, отличаются «разлохмаченным» корешком. Ранее нами была описана сенсилла с корешком подобного строения у *Bothrioplana semperi* (Seriata) (Kornakova, Joffe, 1996), однако можно констатировать, что такая структура корешка является очень редкой для рецепторов турбеллярий. Сенсилла этого типа сходна с сенсиллой *B. semperi* и по ультраструктуре нервного отростка: в обоих случаях дендриты широкие и в них наблюдаются мембранные пузырьки.

Морфологическое разнообразие сенсилл в эпителии *U. cyprinae* объясняется, по видимому, сложностью биологических адаптаций этого вида. По нашим наблюдениям, урастомы заселяют далеко не всех возможных хозяев внутри внешне единой популяции *Mytilus edulis*. Так, на литорали о. Матренин, возле которого был собран материал для данной работы, мидии везде присутствуют в большом количестве. Однако значительный уровень зараженности урастомами с интенсивностью 10—15 червей на хозяина был обнаружен только на одном небольшом участке литорали, в других местах урастомы присутствовали единично. Большая часть популяции *M. edulis* не была заражена. Чтобы судить, какие конкретно условия ограничивают распространение *U. cyprinae*, данных пока недостаточно.

В сенсиллах I, IV и V типов отмечены небольшие скопления электронно-плотного материала в апикальной области латеральных мембран сенсилл выше уровня десмосом. Такие структуры достаточно обычны для сенсилл турбеллярий (Rohde e. a., 1988), хотя имеются далеко не всегда. Нужно подчеркнуть, что эти электронно-плотные структуры, достигающие иногда довольно сильного развития и внешне иногда похожие на «коллары» рецепторов *Neodermata* (Sopott-Ehlers, 1984), в отличие от последних своей дистальной частью всегда прилегают к мембране рецептора выше уровня десмосом. Поскольку среди всех изученных турбеллярий *U. cyprinae* филогенетически наиболее близка к *Neodermata*, отсутствие в описанных сенсиллах этого вида настоящих колларов позволяет считать, что наличие коллар-рецепторов является истинной синапоморфией *Neodermata*. Таким образом, к настоящему времени из 5 ультраструктурных синапоморфий, выделенных Элерсом для *Neodermata* (Ehlers, 1985), истинными синапоморфиями оказываются только две: наличие погруженного синцития с множественными цитоплазматическими мостиками, так называемого тегумента, и наличие коллар-рецепторов. Остальные синапоморфии оказываются либо плезиоморфными признаками, либо могут возникать в различных группах платод как параллелизм. Так, плезиоморфными признаками оказались двухклеточный циртоцит (Rohde, 1988; Rohde e. a., 1995) и спермиогенез с формированием медианного отростка, являющийся вариантом спермиогенеза с реверсивной миграцией ядер (Kornakova, Joffe, 1999). Отсутствие краниального корешка эпителиальных ресничек может возникать независимо в разных группах турбеллярий и не всегда в связи с паразитизмом (Bedini, Papi, 1974; Rohde, 1994).

Положение турбеллярий родов *Urastoma*, *Genostoma* и *Ichthyophaga* в системе *Turbellaria*

В соответствии с системой турбеллярий, принятой в настоящее время (Ehlers, 1985), турбеллярий этих родов обычно относили к подотряду *Combinata* отряда *Prolecithophora* на основании следующих признаков: глотка типа «pharynx plicatus», выдвигающаяся («pharynx plicatus variabilis»), парные латеральные гермовителлярии (у *Genostoma*) или гермари (у *Urastoma* и *Ichthyophaga*), заднее оро-генитальное отверстие. Однако уже давно принадлежность этих турбеллярий к *Prolecithophora* подвергается сомнениям, и в ряде работ принадлежность их к этому отряду указывается условно в скобках (Nouri-Sraïri e. a., 1990; Rohde e. a., 1990; Tyler, Tyler, 1997).

Появление новых ультраструктурных данных по Prolecithophora, выявление важности для систематики и филогении плоских червей таких признаков, как ультраструктура циртоцитов (Rohde e. a., 1995; Rohde, 2001) и характер спермиогенеза (Justine, 1995; Watson, Rohde, 1995; Kornakova, Joffe, 1999), а также результаты молекулярного анализа филогении турбеллярий (Littlewood e. a., 1999a, 1999b; Littlewood e. a., 2001) позволяют подвергнуть пересмотру систематическое положение этих турбеллярий. Ультраструктурные данные свидетельствуют, что для турбеллярий Prolecithophora характерны циртоциты, состоящие из одной клетки (Ehlers, 1989; Watson, Rohde, 1997), а также спермии, лишенные жгутиков (Christensen, 1961; Ehlers, 1981, 1988; Newton, 1975; Rieger, 1981; Sopott-Ehlers, Ehlers, 1986; Schmidt-Rhaesa, 1993) и обладающие сложной внутриспермиевой мембранной системой, наличие которой считается синапоморфным признаком этого отряда (Ehlers, 1988; Watson, Rohde, 1995). Сведения по ультраструктуре *Urastoma* и *Genostoma* немногочисленны, однако они позволяют сделать вывод о том, что данные роды не принадлежат к Prolecithophora. Так, показано, что циртоциты *Urastoma* относятся к двухклеточному типу (Rohde e. a., 1990), спермии как *Urastoma*, так и *Genostoma* двухжгутиковые, инкорпорированного типа (Watson, 1997; Нура, 1994). Более того, спермиогенез *Urastoma* полностью идентичен спермиогенезу Neodermata, т. е. протекает с формированием мидианного отростка. По данным Роде, циртоцит *Ichthyophaga* совершенно сходен с циртоцитами Proseriata и Neodermata (Rohde, 2001). Ранее мы уже высказывали предположение о возможной филогенетической близости *Urastoma*, *Genostoma* и *Ichthyophaga* (Joffe, Kornakova, 1998; Kornakova, Joffe, 1999). Проведенный Литтлвудом молекулярный анализ полностью подтвердил наше предположение о родстве этих турбеллярий, а также об их близости к фекампиидам (Littlewood e. a., 1999a, 1999b). В то же время на полученных им филогенетических схемах видно, что пролецитофоры сравнительно далеки от этого ствола древа Platyhelminthes и отчетливо группируются с Rhabdocoela. Ранее высказывалось мнение о возможной близости *Urastoma* и *Genostoma* к Rhabdocoela. Основанием для этого служили как ранние, недостаточно подробные данные по строению спермиев (Rieger e. a., 1990), так и сходство в строении мускулатуры *Urastoma* и некоторых Rhabdocoela (Hooge, Tyler, 1999). Однако ультраструктура циртоцитов и характер спермиогенеза абсолютно противостоят такому сближению. Молекулярные данные также не подтверждают это мнение. Таким образом, турбеллярии родов *Urastoma*, *Genostoma* и *Ichthyophaga* не могут быть помещены ни в один из современных отрядов турбеллярий. Мы считаем, что имеющихся данных достаточно для того, чтобы выделить турбеллярий родов *Urastoma*, *Genostoma* и *Ichthyophaga* в самостоятельный отряд Urastomida.

Диагноз отряда Urastomida ord. nov.

Тело округло-цилиндрическое, до 3 мм длины, с ресничным покровом, который может быть редуцирован в дорсальной области (у *Genostoma*). На переднем конце тела расположен апикальный (фронтальный) железистый комплекс. Статоцист отсутствует. Одна пара глаз имеется (у *Urastoma* и *Ichthyophaga*) или отсутствует (у *Genostoma*). На заднем конце тела расположено оро-генитальное отверстие. Глотка складчатая, выдвигающаяся (pharynx plicatus variabilis). Прямая мешковидная кишка тянется кпереди и достигает области желез фронтального комплекса. Женская половая система представлена парными латеральными гермовителляриями (у *Genostoma*) или гермариями и парными латеральными вителляриями (у *Urastoma* и *Ichthyophaga*). Женские половые протоки тянутся кзади и открываются в оро-генитальный атриум. Мужская половая система представлена фолликулярными семенниками, число которых не менее 2. Семенники могут располагаться от переднего конца тела позади мозга до задней трети тела. Копулятивный аппарат имеется (у *Genostoma*) или отсутствует (у *Urastoma* и *Ichthyophaga*). Спермии с двумя инкорпорированными аксонемами. Циртоциты состоят из двух клеток. Паразиты беспозвоночных. Отряд содержит три семейства.

Сем. Urastomidae — паразиты моллюсков Lamellibranchia, встречаются в морях северной Атлантики. Семейство содержит один достоверный вид — *Urastoma cypri-nae* (Graff, 1903) (Westblad, 1955).

Сем. Genostomatidae — паразиты рачков рода *Nebalia* (отряд Leptostraca), известны из Средиземного моря и североатлантического побережья Америки. Содержит четыре вида: *Genostoma marsiliense* (Dörler, 1900), *G. tergestinum* (Dörler, 1900), *G. kozloffii* Нура, 1993, *G. inopinatum* Нура, 1993.

Сем. Ichthyophagidae — паразиты подкожной соединительной ткани рыб, обнаружены в Японском море. Содержит один вид — *Ichthyophaga subcutanea* Syromjatnikova, 1949.

Дифференциальный диагноз. *Urastoma*, *Genostoma* и *Ichthyophaga* отличаются от турбеллярий отряда Prolecithophora как строением циртоцитов, так и строением спермиев. У турбеллярий Prolecithophora циртоциты состоят из одной клетки, у турбеллярий Urastomida циртоциты двухклеточные. У Prolecithophora спермии лишены аксоном и содержат внутреннюю мембранную систему, считающуюся апоморфным признаком отряда. У Urastomida спермии с двумя инкорпорированными аксонами.

Urastomida близки к Fecampiida, но отличаются от них наличием нормально развитой пищеварительной системы. Наиболее существенные различия с Rhabdocoela состоят в наличии глотки более примитивного типа, а также заднего оро-генитального отверстия, которое не найдено у Rhabdocoela, разных типов спермиогенеза и строения циртоцитов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 00-04-48832а).

Список литературы

- Комендантов А. Ю., Хлебович В. В. Соленостная зависимость поглощения водными беспозвоночными растворенных органических веществ // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 196, с. 22—50.
- Корнакова Е. Е., Марченков А. В. Строение эпителия паразитической турбеллярии *Notentera ivanovi* (Turbellaria: Fecampiida) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 6. С. 515—520.
- Bedini C., Ferrero E., Lanfranchi A. Fine structural observations on the ciliary receptors in the epidermis of three otoplanid species (Turbellaria, Proseriata) // Tissue and Cell. 1975. Vol. 7. P. 253—266.
- Bedini C., Papi F. Fine structure of the Turbellarian epidermis // Biology of the Turbellaria. Ch. 6. Eds. Riser N. W., Morse P. M. N. Y.: McGraw-Hill Book Company, 1974. P. 108—147.
- Bresciani J., Køie M. On the ultrastructure of the epidermis of the adult female of *Kronborgia amphipodicola* Christensen and Kannevorff, 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela) // Ophelia. 1970. Vol. 8. P. 209—230.
- Christensen A. K. Fine structure of an unusual sperm in the flatworm *Plagiostomum* // Biol. Bull. 1961. Vol. 121. P. 416.
- Ehlers B. «Trematoden-artige» Epidermis bei einem freilebenden proseriaten Strudelwurm (Turbellaria Proseriata) // Acta Zool. Fennica. 1977. Vol. 154. P. 129—136.
- Ehlers U. Vergleichende Untersuchungen über Collar-Rezeptoren bei Turbellarien // Acta Zool. Fennica. 1977. Vol. 154. P. 137—148.
- Ehlers U. Fine structure of a giant aflagellate spermatozoon in *Pseudostomum quadrioculatum* (Leucart) (Plathelminthes, Prolecithophora) // Hydrobiologia. 1981. Vol. 84. P. 287—300.
- Ehlers U. Das phylogenetische System der Plathelminthes. Stuttgart; N. Y.: G. Fischer, 1985. 317 p.
- Ehlers U. The Prolecithophora — a monophyletic taxon of the Plathelminthes? // Fortschritte der Zoologie. 1988. Vol. 36. P. 359—365.
- Ehlers U. The protonephridium of *Archimonotresis limophila* Meixner (Plathelminthes, Prolecithophora) // Microfauna Marina. 1989. Vol. 5. P. 261—275.
- Ehlers U., Ehlers B. Monociliary receptors in interstitial Proseriata and Neorhabdocoela (Turbellaria, Neophora) // Zoomorphology. 1977. Vol. 86, N 3. P. 197—222.
- Ehlers U., Sopott-Ehlers B. The caudal duo-gland adhesive system of *Jensenia angulata* (Plathelminthes, Dalyelliidae): ultrastructure and phylogenetic significance (With comments on the phylogenetic position of the *Temnocephalida* and the polyphyly of the *Cercomeria*) // Microfauna Marina. 1993. Vol. 8. P. 65—76.

- Hooge M. D., Tyler S. Musculature of the facultative parasite *Urastoma cyprinae* (Platyhelminthes) // *J. Morphol.* 1999. Vol. 241. P. 207—216.
- Hyra G. S. Spermatozoon ultrastructure and the taxonomy of *Genostoma*, a problematic turbellarian (Prolecithophora? Rhabdocoela?) // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1994. Vol. 113. P. 98.
- Joffe B. I., Kornakova E. E. *Notentera ivanovi* Joffe et al., 1997: a contribution to the question of phylogenetic relationships between 'turbellarians' and the parasitic Platyhelminthes (Neodermata) // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 383. P. 245—250.
- Joffe B. J., Solovei I. V., Cannon L. R. G. The structure of the epidermis in *Didimorchis* (Temnocephalida: Platyhelminthes) // *Austr. J. Zool.* 1995. Vol. 43. P. 631—641.
- Justine J.-L. Spermatozoal ultrastructure and phylogeny in the parasitic Platyhelminthes // *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur.* 1995. T. 166. P. 55—86.
- Klauser M., Tyler S. Frontal glands and frontal sensory structures in the Macrostromida (Turbellaria) // *Zool. Scripta*. 1987. Vol. 16, N 2. P. 95—110.
- Køie M., Bresciani J. On the ultrastructure of the larva of *Kronborgia amphipodicola* Christensen and Kannevorf, 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela) // *Ophelia*. 1973. Vol. 12. P. 171—204.
- Kornakova E. E., Joffe B. I. Sensory receptors in the head of *Bothrioplana semperi* (Platyhelminthes, Seriata) // *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 1996. Vol. 28, N 3. P. 313—317.
- Kornakova E. E., Joffe B. I. A new variant of the neodermatan-type spermiogenesis in a parasitic 'turbellarian', *Notentera ivanovi* (Platyhelminthes) and the origin of the Neodermata // *Acta Zool. (Stockh.)*. 1999. Vol. 80, N 2. P. 135—151.
- Littlewood D. T. J., Rohde K., Bray R. A., Herniou E. A. Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999a. Vol. 68. P. 257—287.
- Littlewood D. T. J., Rohde K., Clough K. A. The interrelationships of all major groups of Platyhelminthes: phylogenetic evidence from morphology and molecules // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999b. Vol. 66. P. 75—114.
- Littlewood D. T., Cribb T., Olson P. D., Bray R. Platyhelminth phylogenetics — a key to understanding parasitism? // *Belg. J. Zool.* 2001. Vol. 131. P. 35—46.
- Newton W. D. The ultrastructure of giant aflagellate spermatozoon of the freshwater turbellarian *Hydrolimax grisea* (Platyhelminthes, Plagiosomidae) // *Biol. Bull.* 1975. Vol. 149. P. 551—567.
- Noury-Sraïri N., Justine J.-L., Euzet L. Ultrastructure du tégument et des glandes sous-épithéliales de *Urastoma cyprinae* («Prolecithophora»), Turbellarie parasite de Mollusque // *Ann. Sci. Natur. Zool.* 1990. Vol. 11, N 2. P. 53—71.
- Rieger R. M. Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level // *Hydrobiologia*. 1981. Vol. 84. P. 213—229.
- Rieger R. M., Tyler S., Smith L. P. S. III, Rieger G. E. Platyhelminthes: Turbellaria // *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 3. Platyhelminthes and Nemertinea. Eds. Harrison F. W., Bogitsh B. J. N. Y.: Wiley-Liss, 1990. P. 7—140.
- Rohde K. Ultrastructural studies of epidermis, sense receptors and sperm of *Craspedella* and *Didimorchis* (Platyhelminthes, Rhabdocoela) // *Zool. Scripta*. 1987. Vol. 16, N 3. P. 289—296.
- Rohde K. Phylogenetic relationships of free-living and parasitic Platyhelminthes on the basis of ultrastructural evidence // *Fortsch. Zool.* 1988. Vol. 36. P. 353—358.
- Rohde K. The minor groups of parasitic Platyhelminthes // *Adv. Parasitol.* 1994. Vol. 33. P. 145—234.
- Rohde K. Protonephridia as phylogenetic characters // *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Chapter 19. Eds. D. T. J. Littlewood and R. A. Bray. London; N. Y.: Taylor and Francis, 2001. P. 203—217.
- Rohde K., Johnson A. M., Baverstock P. B., Watson N. A. Aspects of the phylogeny of Platyhelminthes based on 18S ribosomal DNA and protonephridial ultrastructure // *Hydrobiologia*. 1995. Vol. 306. P. 27—35.
- Rohde K., Cannon L. R. G., Watson N. Sense receptors with electron-dense supporting structures and centrioles in the nerve fibres of *Gieysztoria* and *Rhinolasius* (Platyhelminthes, Rhabdocoela) // *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 1988. Vol. 20, N 1. P. 153—160.
- Rohde K., Noury-Sraïri N., Watson N., Justine J.-L., Euzet L. Ultrastructure of the flame bulbs of *Urastoma cyprinae* (Platyhelminthes, «Prolecithophora», Urastomidae) // *Acta Zool. (Stockholm)*. 1990. Vol. 71. P. 211—216.
- Schmidt-Rhaesa A. Ultrastructure and development of the spermatozoa of Multipeniata (Platyhelminthes, Prolecithophora) // *Microfauna Marina*. 1993. Vol. 8. P. 131—138.
- Smith J. P. S. III, Tyler S., Thomas M. B., Rieger R. M. The morphology of turbellarian rhabdites: phylogenetic implications // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1982. Vol. 101. P. 209—228.
- Sopott-Ehlers B. Epidermale Collar-Rezeptoren der Nematoplanidae und Polystyliphoridae (Platyhelminthes, Unguiphora) // *Zoomorphology*. 1984. Vol. 104. P. 226—230.

- Sopott-Ehlers B., Ehlers U. Differentiation of a male and female germ cells in neoophoran Plathelminthes // Advances in invertebrate reproduction. Vol. 4. Eds. Porchet M., Andries J. C., Dhainaut A. Amsterdam; N. Y.; Oxford: Elsevier Sci. Publ., 1986. P. 187—194.
- Southward A. J., Southward E. C. Observations on the role of dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates. 2. Uptake by other animals living in the same habitat as pogonophores, and by some littoral Polychaeta // Sarsia. 1972. Vol. 48. P. 61—70.
- Southward A. J., Southward E. C. The role of dissolved organic matter in the nutrition of deep-sea benthos // Amer. Zoologist. 1982. Vol. 22. P. 641—658.
- Storch V., Abraham R. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über Drei Sinnesorgane des terricolen Turbellarians Bipalium kewense Mosely (Tricladida) // Z. Zellforsch. 1972. Vol. 133. P. 267—275.
- Tyler S. Comparative ultrastructure of adhesive systems in the Turbellaria // Zoomorphology. 1976. Vol. 84, N 1. P. 1—76.
- Tyler S. Turbellarian plathyhelminthes // Biology of the Integument. Vol. 1. Invertebrates. Eds. Bereiter-Hahn J., Matoltsy A. G., Richards K. S. Berlin: Springer, 1984. P. 112—131.
- Tyler S., Tyler M. S. Origin of the epidermis in parasitic plathyhelminths // Intern. J. Parasitol. 1997. Vol. 27, N 6. P. 715—738.
- Watson N. A. Proximo-distal fusion of flagella during spermiogenesis in the «turbellarian» plathyhelminths *Urastoma cyprinae*, and phylogenetic implications // Invertebr. Reproduct. Develop. 1997. Vol. 32. P. 107—117.
- Watson N. A., Rohde K. Sperm and spermiogenesis in the «Turbellaria» and implications for the phylogeny in the phylum Platyhelminthes. Advances in spermatozoal phylogeny and taxonomy. Eds. Jamieson B. G. M., Ausio J., Justine J.-L. // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. 1995. T. 166. P. 37—54.
- Watson N. A., Rohde K. Novel protonephridial filtration apparatus in *Cylindrostoma fingalianum*, *Allostoma* sp. and *Pseudostomum quadriculatum* (Platyhelminthes: Prolecithophora) // Austr. J. Zool. 1997. Vol. 45. P. 621—630.
- Westblad E. Marine «Alloeocoels» (Turbellaria) from North Atlantic and Mediterranean coasts. I // Ark. Zool. 1955. Vol. 7. P. 491—526.
- Williams J. B. Further observations on *Kronborgia isopodicola*, with notes on the systematics of the Fecampiidae (Turbellaria: Rhabdocoela) // New Zeal. J. Zool. 1988. Vol. 15, N 2. P. 211—221.
- Williams J. B. Ultrastructural studies on *Kronborgia* (Platyhelminthes: Fecampiidae): epidermis and subepidermal tissues of the parasitic male *K. isopodicola* // Intern. J. Parasitol. 1990. Vol. 20, N 3. P. 329—340.
- Williams J. B. Ultrastructural studies on *Kronborgia* (Platyhelminthes: Fecampiidae): observations on the encapsulated larva of *K. isopodicola* // New Zeal. J. Zool. 1991. Vol. 18, N 3. P. 251—265.
- Williams J. B. Epidermal ultrastructure of the adult parasitic phase female and encapsulated larva of *Kronborgia isopodicola* (Platyhelminthes, Fecampiidae): phylogenetic implications // Intern. J. Parasitol. 1993. Vol. 23, N 8. P. 1027—1037.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 15.12.2001

ULTRASTRUCTURE OF EPITHELIUM AND CILIARY RECEPTORS IN PARASITIC TURBELLARIAN *URASTOMA CYPRINAE* (TURBELLARIA, «PROLECITHOPHORA») AND POSITION OF THE SPECIES WITHIN PLATYHELMINTHES

E. E. Kornakova

SUMMARY

Key words: parasitic turbellarians, juvenile, adult, *Urastoma cyprinae*, Fecampiida, Urastomida, ultrastructure, epithelium, transmembrane transfer, ciliary receptors.

Ultrastructure of the epithelium of adult and juvenile *Urastoma cyprinae* has been studied. The epithelium of both adult and juvenile worms is cellular, ciliated and bears numerous microvilli. The cytoplasm is rich in large, numerous epitheliosomes of two types — electron-dense and with fibrillated content (fig. 1, a, b; 2, a—e). Besides large secrete granules small membrane-bounded vesicles were

observed (fig. 2, *a—e*). In juvenile worms the dense epitheliosomes are less abundant and the fibrillated content in the second type of granules has a different structure: the fibrils are very thin and more densely packed forming the structures of the less electron density (fig. 3, *a, b, b1*). The membrane-bounded vesicles in the epithelium of juvenile worms were not observed. All types of secrete are ejected by exocytosis (fig. 2, *e*; 3, *e, z*). The ultrastructure of the epithelium in juvenile *U. cyprinae* is strongly similar to that in parasitic turbellarian *Kronborgia*, especially to the epithelium in a male and a larva.

The basal lamina consists of tree layers and forms numerous deep infoldings into the epithelium (fig. 1, *a*; 2, *a*; 3, *a, b, d*). The basement membrane projects deep and numerous invaginations into the epithelium which may almost reach the apical membrane (fig. 1, *a*; 2, *a, b, z*; 3, *d*). Mitochondria are large and situated mainly near the projections of the basement membrane (fig. 2, *b—z*; 3, *d*). Such ultrastructure implies an intensive process of the transmembrane transfer of the dissolved organic substances from the sea water. The same structures were found in the epithelium of *Kronborgia*. Uptake of organic compounds through the epithelium in the common ancestors of *Urastoma* and *Kronborgia* could be the preadaptation to the endoparasitic mode of life in Fecampiida.

The differences in ultrastructure of epithelium in *U. cyprinae* from the White Sea and from Mediterranean Sea (Noury-Srairi e. a., 1990) may be explained by the differences in the method of fixation or by the parasitizing the another host — the mollusk *Mytilus galloprovincialis*.

The ciliary receptors of five types were revealed in *U. cyprinae* (fig. 3, *e, ж*; 4; 5; 6). They differ in the shape and length of the ciliary rootlets and in the content of the nerve processes. All receptors lack of the real collars typical for the receptors of Neodermata. *Urastoma* is most close to the Neodermata among parasitic turbellarians studied thus far, and the absence of collars in receptors of this species testifies that the collars are the veritable synapomorphy of the Neodermata. The diversity in the ultrastructure and possible functions of receptors correspond to the complicated adaptations of this species.

The modern molecular data as well as the ultrastructural evidence attest that parasitic turbellarians of the genera *Urastoma*, *Genostoma* and *Ichthyophaga* are relatives and cannot be included in any turbellarian order known. Therefore *Urastoma*, *Genostoma* and *Ichthyophaga* have been erected in the separate order Urastomida ord. nov. The diagnosis of the new order is given.

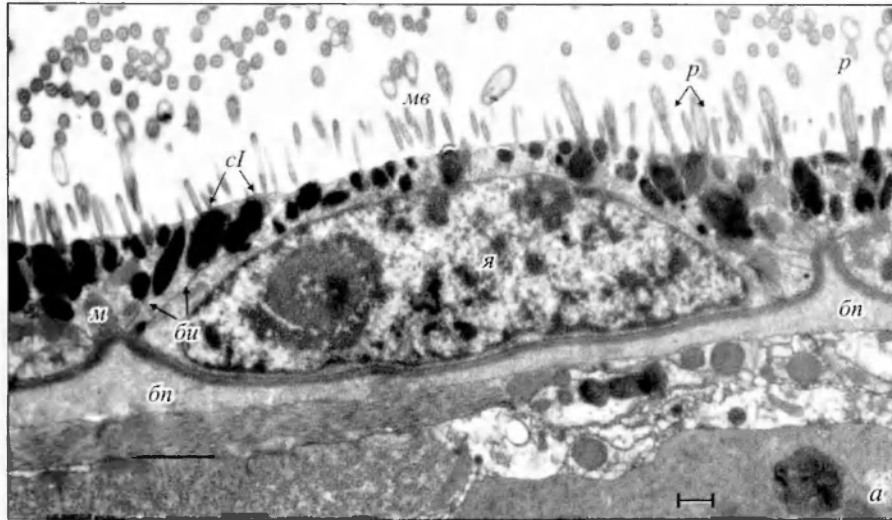


Рис. 1. Ультраструктура эпителия взрослых *Urastoma cyprinae*.

a — клетка эпителия с секретом I типа; *б* — секрет I и II типов в эпителии; *би* — инвагинации базальной мембраны; *бп* — базальная пластинка; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *м* — митохондрии; *мв* — микроворсинки; *р* — реснички; *сI* — секрет I типа; *сII* — секрет II типа; *я* — ядро.
Масштаб 0.5 мкм.

Fig. 1. Ultrastructure of epithelium in adult *Urastoma cyprinae*.

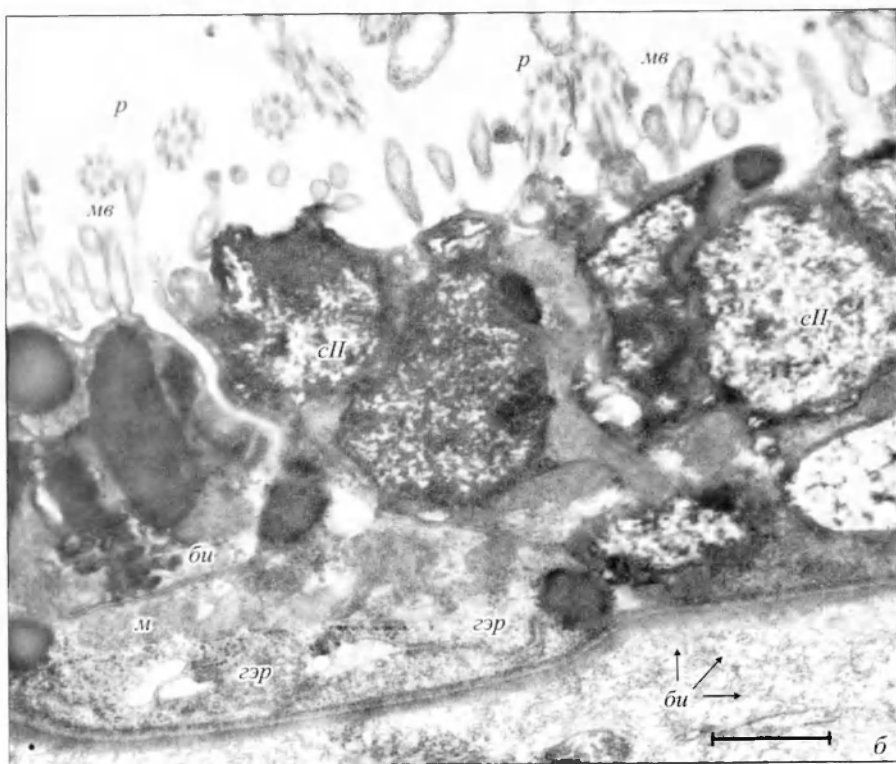


Рис. 1 (продолжение).

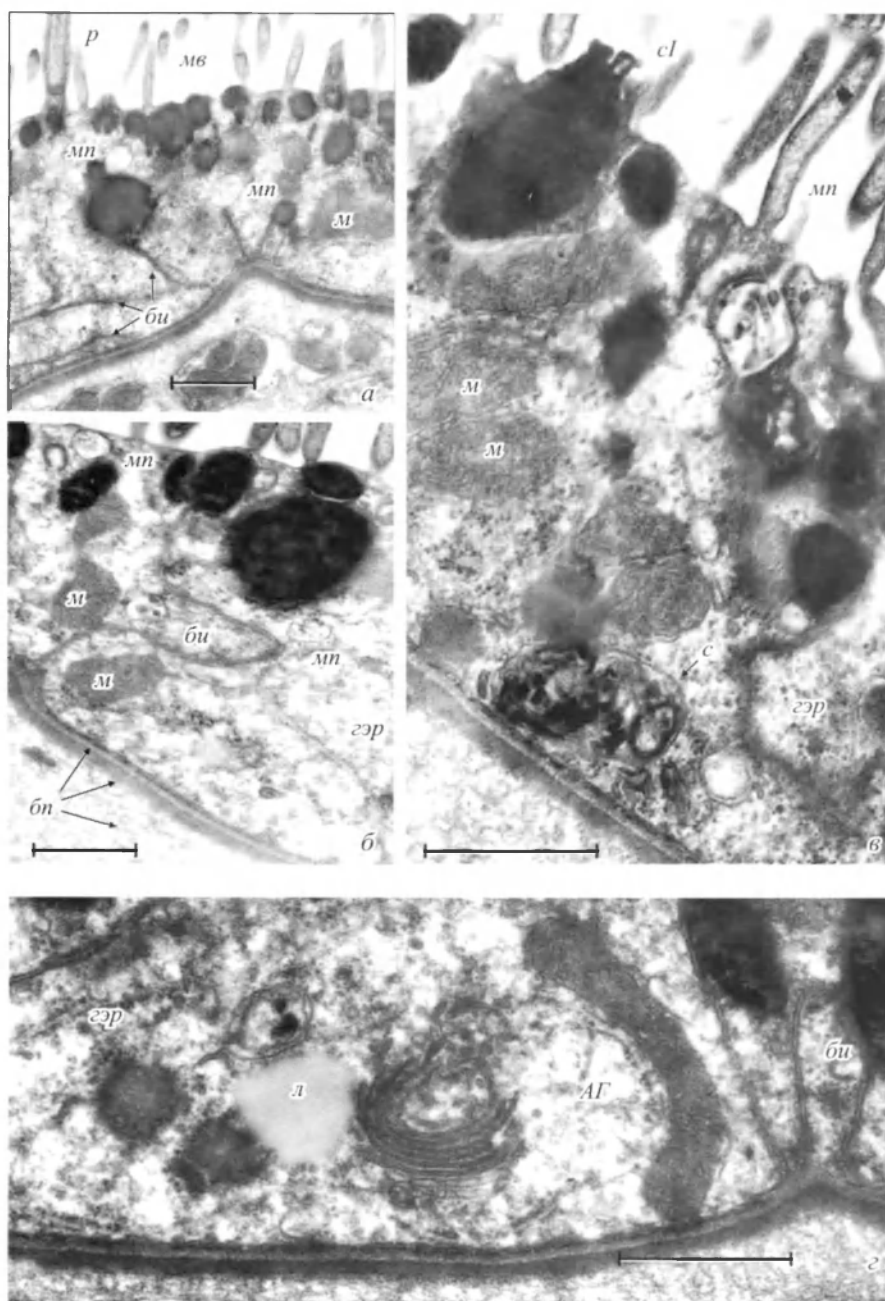


Рис. 2. Ультраструктура эпителия взрослых *Urastoma cyprinae*.

a — инвагинации базальной мембраны; *б* — одетые мембраной пузырьки и базальные инвагинации; *в* — выход секреторной гранулы I типа и экзоцитоз пузырька; *г* — строение базальной зоны цитоплазмы; АГ — аппарат Гольджи; л — липидное включение; мп — одетые мембраной пузырьки; с — формирование секреторной гранулы. Масштаб 0.5 мкм.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Ultrastructure of epithelium in adult *Urastoma cyprinae*.

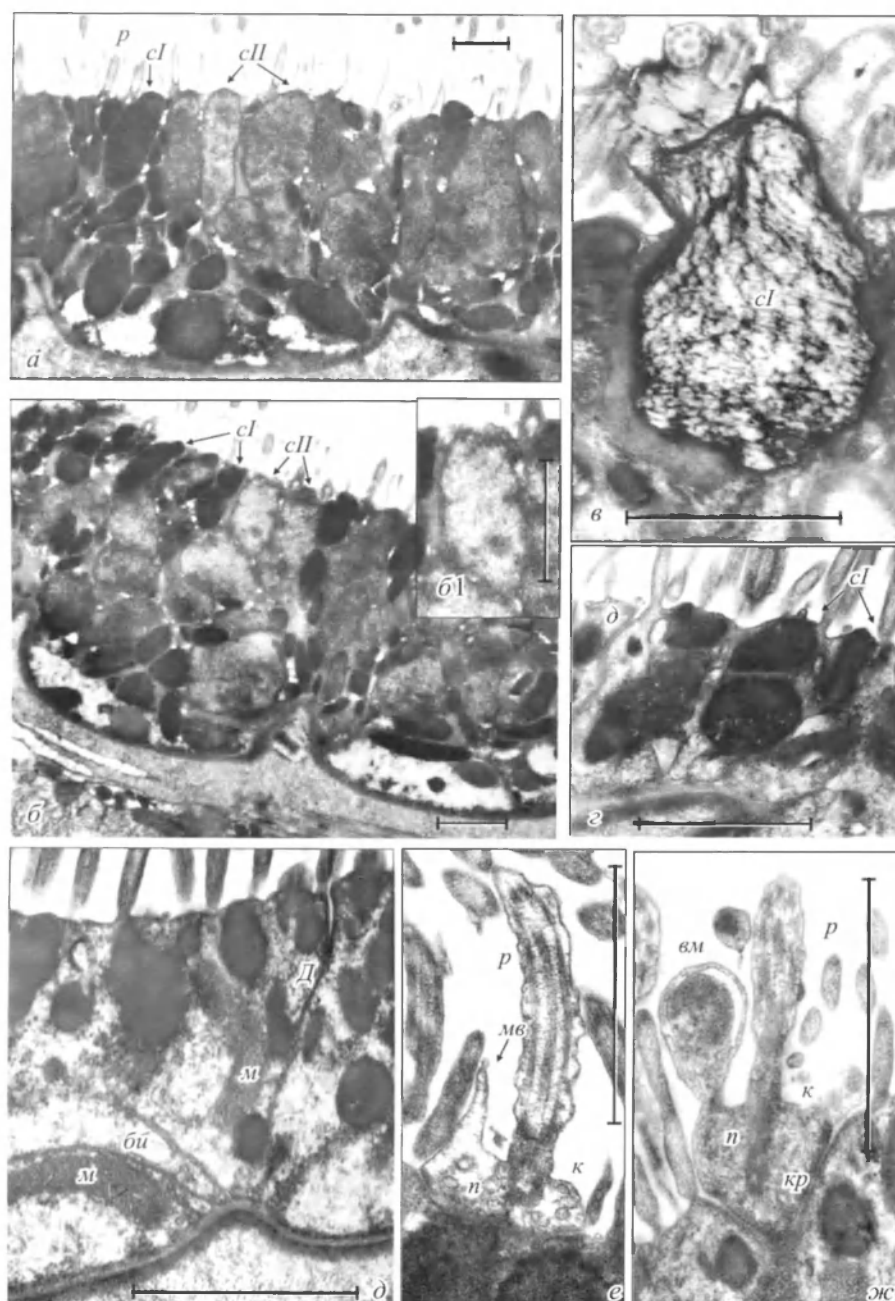


Рис. 3. Ультраструктура эпителия и ресничных сенсилл взрослых и юных *Ura-stoma cyprinae*.
 а, б — эпителий молодых урастом; б1 — структура секрета II типа в эпителии молодых урастом; в —
 экзоцитоз гранулы II типа; г — экзоцитоз гранул I типа; д — десмосома между эпителиальными клетками;
 е — сенсилла II типа; ж — сенсилла V типа; зм — видоизмененная микроворсинка сенсиллы; д —
 десмосома; к — кинетосома; кр — корешок реснички; п — пузырьковидный нейросекрет. Масштаб 1 мкм.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 3. Ultrastructure of epithelium and ciliary receptors of II and V types in juvenile and adult *Ura-stoma cyprinae*.

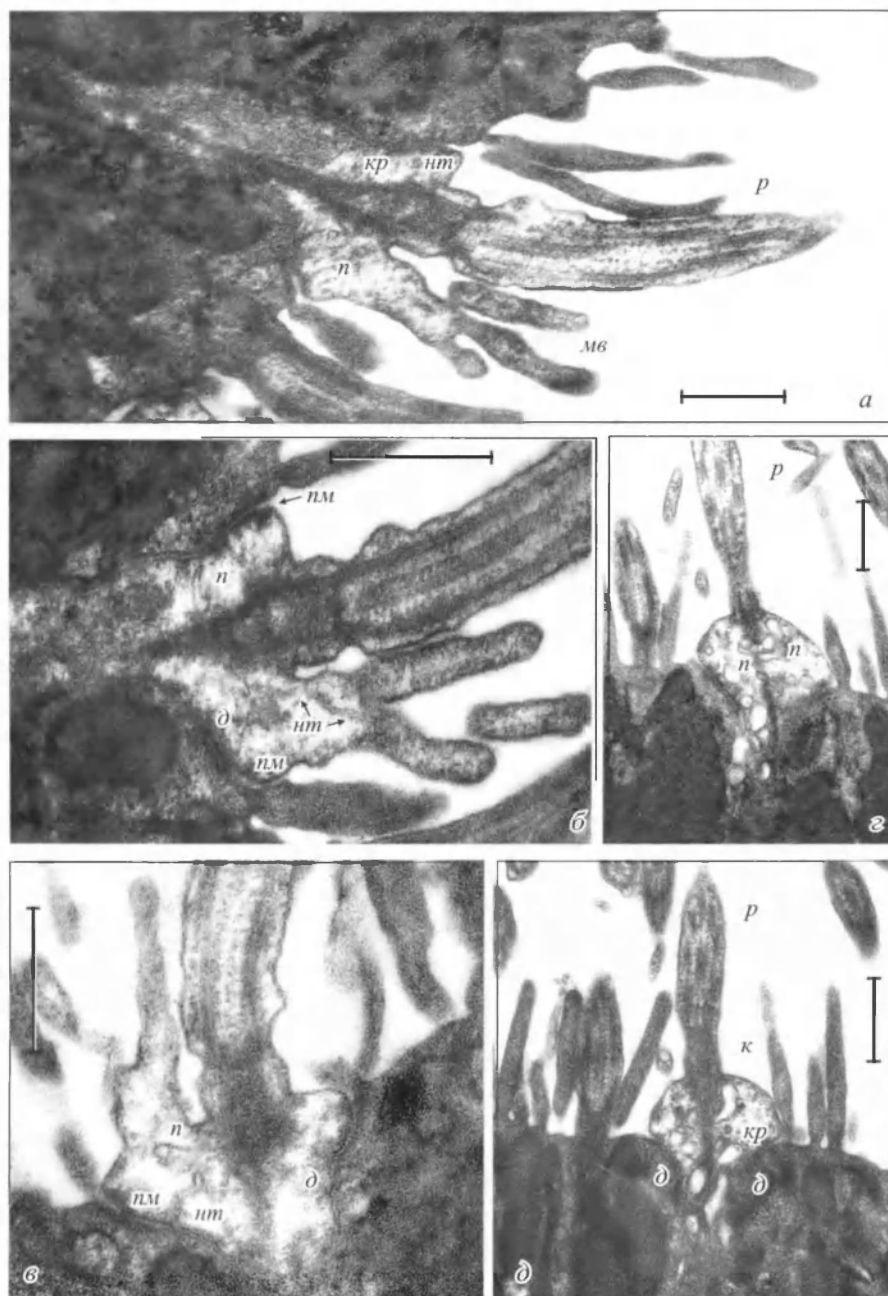


Рис. 4. Ультраструктура сенсилл I и II типов *Urastoma cyprinae*.
 а—в — сенсилла I типа; г, д — сенсилла II типа; нт — нейротрубочки; пм — электронно-плотный материал апикально от септированного участка десмосомы. Масштаб 0.3 мкм.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1 и 3.

Fig. 4. Ultrastructure of ciliary receptors of I and II types in *Urastoma cyprinae*.

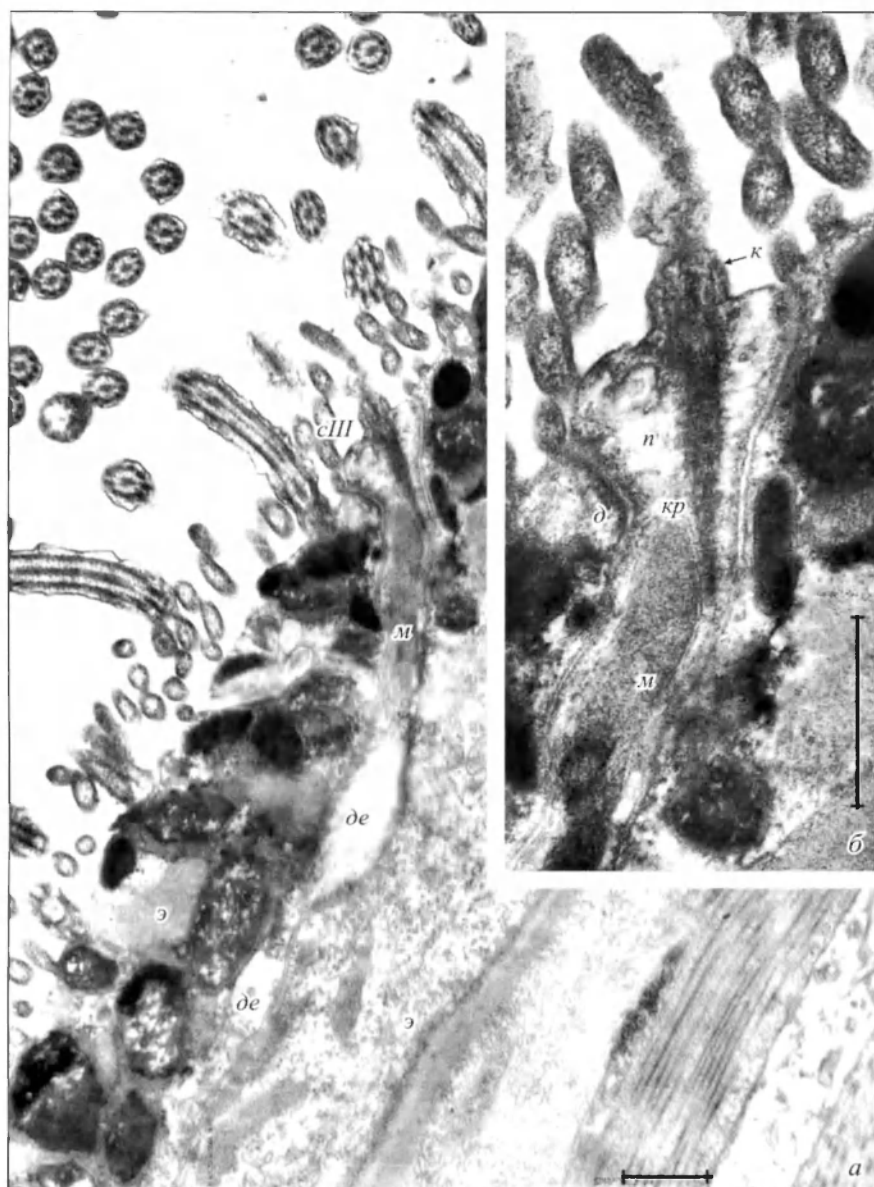


Рис. 5. Ультраструктура сенсилл III типа *Urastoma cyprinae*.

a — обзор сенсиллы и положение дендрита в эпителии; *б* — терминальная часть сенсиллы; *de* — дендрит; *cIII* — сенсилла; *э* — эпителий. Масштаб 0.5 мкм.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1, 3 и 4.

Fig. 5. Ultrastructure of ciliary receptors of III type in *Urastoma cyprinae*.

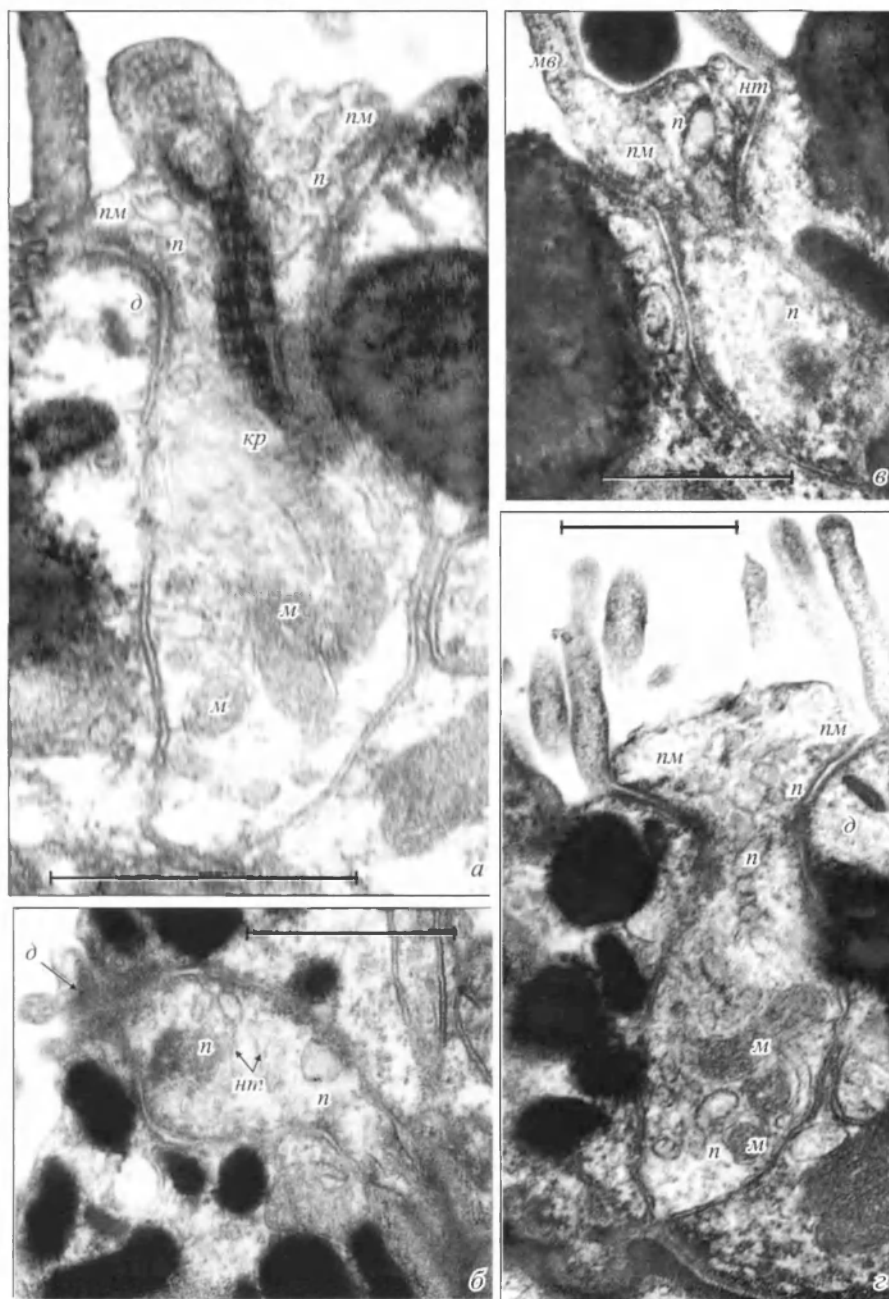


Рис. 6. Ультраструктура сенсилл IV типа *Urastoma cyprinae*.
 а — срез через сенсиллу на уровне корешка; б—г — срезы через дендрит той же сенсиллы на разных уровнях. Масштаб 0.5 мкм.

Обозначения такие же, как на рис. 3—5.

Fig. 6. Ultrastructure of ciliary receptors of IV type in *Urastoma cyprinae*.